ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 50, 1, 2016

УДК 576.895.421:591.543.42

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОГЕИЕТИЧЕСКОЙ ДИАИАУЗЫ ЛИЧИНОК И НИМФ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS* (ACARINA, IXODIDAE)

© Ю. С. Коротков

ФГБУ «Институт полиомиелита и
вирусных энцефалитов им. М. П. Чумакова» РАМН
Киевское шоссе, 27 км, Москва, 142782
E-mail: tbe_tbd@mail.ru

Поступила 02.03.2015

Показано, что критическая дата и критическая длина светового дня, при которой индуцируется морфогенетическая диапауза сытых личинок и нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930, проявляют как широтную, так и меридиональную изменчивость. Внутривидовые различия в экофизиологических ответах личинок и нимф на продолжительность дня наиболее выражены в широтном направлении. Критическая длина дня составляет 13.5—14.5 ч в южной части ареала (40—43° N) и возрастает до 18—19 ч в северной части ареала (62° N). Меридиональная изменчивость тесно связана с климатом, суровость которого нарастает с Запада на Восток. Впервые показано, что у нимф массовая индукция диапаузы может возникать не только в период сокращения длины дня, но также и в период летнего солнцестояния, что наблюдается в условиях резко континентального климата Восточной Сибири. Обсуждаются адаптационные преимущества такой фотопериодической реакции для популяции таежного клеща в условиях короткого лета.

Ключевые слова: *Ixodes persulcatus*, критическая дата, критическая длина дня, морфогенетическая диапауза личинок и нимф, географическая изменчивость.

Сезонная динамика внешних условий является одним из важнейших экологических факторов в жизни членистоногих умеренных широт (Данилевский, 1961). Четкая сезонность в жизненном цикле таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 обусловлена наличием у него совершенной системы сезонных адаптаций к смене времен года. В механизмах сезонного упорядочения его жизненного цикла важное место занимает диапауза. Диапауза у клещей проявляется в двух основных формах — поведенческой и морфогенетической (Белозеров, 1981). Поведенческая диапауза характеризуется отсутствием агрессивности голодных клещей. При морфогенетической диапаузе наблюдается задержка метаморфоза у личинок и нимф. Наступление такой диапаузы контролируется длиннодневной фотопериодической реакцией (ФПР), согласованной с ходом сезонной температуры. Диапауза формируется, как правило, в тех случаях, когда световая фаза суток короче порогового значения. Короткий световой день является для членистоногих сигналом приближения осени и необходимости для них формировать диапаузу (Данилевский, 1972; Саулич, Мусолин, 2007; Коротков, 2014). Ареал таежного клеща занимает огромную территорию, протянувшуюся с запада на восток более чем на 10 000 км и на 1000—1500 км с юга на север (Коренберг, 1979). Климатические и световые условия в пределах ареала варьируют в широких пределах. В общем виде известно, что с этими причинами связана географическая изменчивость индукции диапаузы (Белозеров, 1995; Коротков, 2005, и др.). Однако до последнего времени этот вопрос специально не рассматривался.

В настоящей работе исследуется клинальная изменчивость ФПР личинок и нимф таежного клеща, проводится оценка критической даты и критической длины дня, при которых возникает диапауза в различных частях ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Литературный материал по индукции диапаузы личинок и нимф таежного клеща в природных условиях весьма ограничен и различается по качеству. Достаточно полные сведения имеются только по Карелии (Хейсин, 1955; Хейсин и др., 1955), Кировской обл. (Жмаева, 1969), Удмуртии (Коротков, Кисленко, 1991; Коротков, 2008), Красноярскому краю (Бабенко, Рубина, 1961, 1968; Бабенко, 1985; Коротков, Кисленко, 1995; Коротков, 2014), Хакасии (Рубина, Наумов, 1970; Наумов, 1975, 1985) и Амурской обл. (Качанко, 1978, Шашина, 1985). Все авторы, в той или иной мере затрагивавшие данный вопрос, представлены в табл. 1.

Одним из основных недостатков многих работ следует считать неполный охват сезонного хода изменения ФПР. Исследования проводились либо в период индукции диапаузы только у части напитавшихся клещей, либо авторы ограничивались констатацией приблизительных сроков начала и окончания исследуемого процесса. Для получения сравнимых результатов мы подвергли имеющиеся литературные данные специальной статистической обработке. Для этого применяли следующие приемы: стягивание дисперсионного окна первичных данных методом наименьших квадратов, расчет пробит-регрессии по неполным данным, трансформацию пробитов в процент, расчет средней даты индукции диапаузы у 50 % напитавшихся особей (критическая дата, обозначаемая как T_{50}), оценку дисперсии величины T_{50} по расчетной линии регрессии. Для удобства расчетов мы представили величину T_{50} в виде условного номера дня, отсчет которого ведется с 1 июня. Длину дня, при которой наблюдалась индукция диапаузы у 50 % особей, рассматривали в качестве критической ($КДД_{50}$). Длину дня исчисляли по восходу и заходу Солнца, т. е. использовали формальную длину дня без учета сумеречного времени. Расчеты проводились в статистическом пакете программ Statistica (Боровиков, 2003). Использовали следующие модули: «Описательная статистика», «Дисперсионный

Таблица 1

Литературные данные о сроках морфогенетической диапаузы личинок и нимф таежного клеща в различных частях ареала

Table 1. Literary data on the timing of morphogenetic diapause of *Ixodes persulcatus* larvae and nymphs in different parts of its range

Регион	Координаты по широте	Автор
Латвия	56°50′	Бабенко и др., 1976
Карелия	61°50′	Хейсин, 1955; Хейсин и др., 1955
Московская обл.	56°40′	Бабенко, 1956, 1985
Кировская обл.	56°42′	Жмаева, 1959
Удмуртия	56°50′	Мишин, 1956; Коротков, 2004, 2008; Коротков, Кисленко, 1991
Тюменская обл.	61°, 57°20′, 56°20′	Катин и др., 1983, 1985, 1989
Томская обл.	56°34′	Колмакова, 1965
Кемеровская обл.	52°50′	Коротков, 1985
Красноярский край:		
Восточный Саян	56°10′	Бабенко, Рубина, 1961, 1968; Коротков, Кисленко, 1995, 2002; Коротков, 2014
Западный Саян	53°	Рубина, Наумов, 1970; Наумов, 1975
Иркутская обл.	53°05′	Шихарбеев, 1965
Амурская обл.	53°44′	Качанко, 1978; Шашина, 1985
Хабаровский край:		
Большой Хехцир	48°12′	Моисеенко, 1957; Беляева, Рябова, 1971
Советская Гавань	48°50′	Ягодинский, Александров, 1963
Комсомольск-на-Амуре	50°40′	То же
Приморский край	43°	Вавилова и др., 1965
Япония (о-в Хоккайдо)	41°	Fujisaki et al., 1973

анализ», «Пробит-анализ», «Корреляционный» и «Регрессионный анализ». Координаты местности определяли по геоинформационной карте «Google Earth, US Dept of State Geographer». Долготу дня на различных широтах брали на сайте www.hmn.ru (Солнечный калькулятор). При обработке неполных данных мы учитывали, установленную нами ранее особенность в сезонном ходе развития диапаузы. Она состоит в том, что наклон линии регрессии, отражающей рост процента диапаузирующих особей, изменяется незначительно в различных частях ареала. Массовый переход от бездиапаузного развития к развитию с диапаузой (от 20 до 80 %) протекает в довольно короткий период, занимающий в среднем у личинок 10 (8—16), а у нимф 6 (3—10) сут (Коротков, Кисленко, 1991, 1995; Коротков, 2004, 2008). Обработанные таким образом данные позволили составить ряды данных, отражающие изменчивость критических показателей фотопериода, индуцирующих диапаузу у напитавшихся личинок и нимф в различных частях ареала таежного клеща.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Меридиональная изменчивость индукции диапаузы

В пределах ареала таежного клеща различают 6 крупных частей, выделенных на основании природных условий местности и особенностей экологии исследуемого вида (Коренберг, 1979). В пределах Российской Федерации это Восточно-Европейская, Западно-Сибирская, Среднесибирско-Забайкальская, Хинганско-Приамурская и Притихоокеанская части, различающиеся по уровню теплообеспеченности и показателям континен-

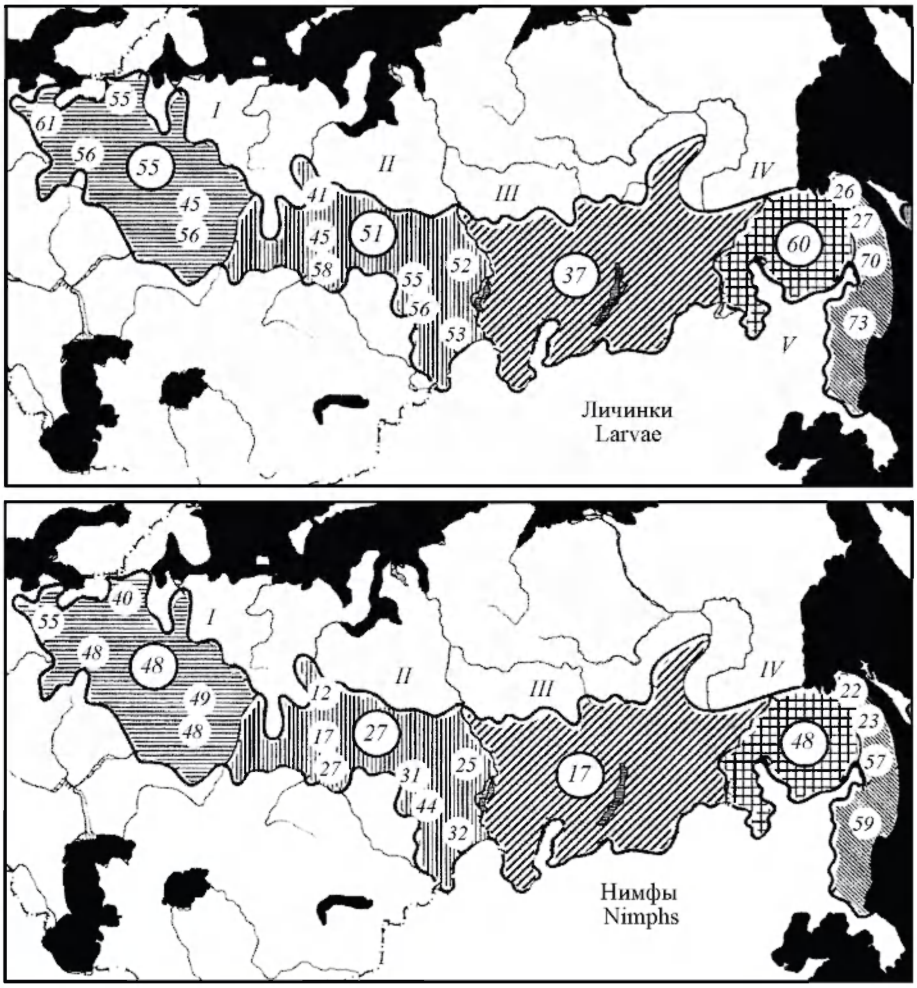

Рис. 1. Распределение по ареалу критической даты индукции диапаузы у 50 % напитавшихся личинок и нимф таежного клеща (T_{50}).

Крупные цифры в кружках — средняя величина T_{50} (номер дня, отсчитанный с начала лета), мелкие цифры — то же для отдельных точек ареала. *I*—*V* — физико-географические части ареала: *I* — Восточно-Европейская, *II* — Западно-Сибирская, *III* — Среднесибирская, *IV* — Хинганско-Приамурская, *V* — Притихоокеанская.

Fig. 1. Distribution of critical date of diapause induction in 50 % larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* (T_{50}) into its range.

Таблица 2

Дисперсионный анализ меридиональной изменчивости величины T_{50}
(сроки индукции диапаузы у 50 % напитавшихся личинок и нимф таежного клеща,
отсчитанные с 1 июня). Разница достоверна при $p < 0.05$

Table 2. ANOVA meridional variation of T_{50} (dates of induction of diapause in 50 %
of engorged *Ixodes persulcatus* larvae and nymphs, starting from June 1).
The significance is at $p < 0.05$

Код частей ареала	1	2	3	4	5а	5б	T_{50} ± SE
p — личинок							
Восточно-Европейская (1)	—	0.136	0.000	0.100	0.000	0.000	55 ± 1.7
Западно-Сибирская (2)	0.136	—	0.001	0.005	0.000	0.000	51 ± 1.4
Среднесибирская (3)	0.000	0.001	—	—	0.000	0.061	37 ± 6.0
Хинганско-Приамурская (4)	0.100	0.005	0.000	0.000	0.005	0.000	60 ± 3.3
Притихоокеанская — юг (5а)	0.000	0.000	0.000	0.005	—	0.000	71 ± 2.1
Притихоокеанская — север (5б)	0.000	0.000	0.061	0.000	0.000	—	27 ± 0.6
p — нимф							
Восточно-Европейская (1)	—	0.000	0.000	0.748	0.004	0.000	48 ± 1.2
Западно-Сибирская (2)	0.000	—	0.036	0.000	0.000	0.335	27 ± 2.0
Среднесибирская (3)		0.036	—	0.000	0.000	0.320	17 ± 1.0
Хинганско-Приамурская (4)	0.747	0.000	0.000	—	0.060	0.000	48 ± 2.6
Притихоокеанская — юг (5а)	0.004	0.000	0.000	0.050	—	0.000	58 ± 2.1
Притихоокеанская — север (5б)	0.000	0.335	0.320	0.000	0.000	—	23 ± 0.8

тальности. К сожалению, в Забайкальской части ход онтогенеза таежного клеща не исследовался и поэтому Среднесибирско-Забайкальская часть представлена материалом только из Среднесибирского сектора, который и нашел отражение в данной статье. Проведенный нами анализ показал, что меридиональная изменчивость диапаузы личинок и нимф в определенной степени согласована с указанной схемой районирования ареала таежного клеща (рис. 1; табл. 2).

Личинки. Индукция диапаузы у 50 % личинок (T_{50}) на Восточно-Европейской части ареала приходится в среднем на 55 ± 1.7 день после начала календарного лета (25 июля) (табл. 2). Здесь величина $T_{50(L1)}$ достигает наибольших значений в западном секторе (Латвия) и составляет 61 день (31 июля) (рис. 1, личинки). В восточном секторе (Кировская обл., Республика Удмуртия) она снижается на 10 дней и составляет в среднем 51 день (21 июля).

В Западно-Сибирской части ареала средняя величина $T_{50(L2)}$ составляет 51 ± 1.4 день (21 июля), что всего на 4 дня раньше, чем в Восточно-Европейской части. Дисперсионный анализ не выявил достоверной разницы между сравниваемыми величинами T_{50} (табл. 2).

В Среднесибирской части ареала сроки индукции диапаузы резко смещаются на более раннее время. $T_{50(L3)}$ составляет здесь 37 ± 6.0 дней (7 июля), что на 14—34 дня раньше, чем в других частях.

Хинганско-Приамурская часть ареала расположена в меридиональных границах восточного сектора ряда. Она характеризуется относительно поздней индукцией диапаузы личинок. Величина $T_{50(L4)}$ достигает здесь 60 ± 3.2 дней (30 июля), что на 9 и 23 дня позже, чем в Западно-Сибирской и Среднесибирской части ареала (различия достоверны при $p < 0.01$), но статистически не отличается от Восточно-Европейской части ($p > 0.05$) (табл. 2).

На юге Притихоокеанской части ареала, соответствующей оптимуму существования таежного клеща, наблюдаются самое позднее время индукции диапаузы у личинок. $T_{50(L5)}$ составляет здесь 71 ± 2.2 день (10 августа). Этот показатель достоверно выше, чем во всех других частях ареала (табл. 2). Исключение составляет север Тихоокеанского побережья, где индукция диапаузы личинок наступает на 44 дня раньше, чем в южном и центральном секторе этой части ареала и смещается на 27 июня (T_{50} — 27 дней).

Нимфы. Индукция диапаузы у напитавшихся нимф наступает на 7—24 дня раньше, чем у личинок (Коротков, 2005). Частично это обусловлено тем, что период послеличиночного доразвития у личинок короче и составляет примерно 30—45, а у нимф достигает 40—60 дней (Балашов, 1997). В целом же наблюдается сходство в направленности меридиональной изменчивости величины T_{50} у личинок и нимф (табл. 2; рис. 1).

На Восточно-Европейской части ареала индукция диапаузы у 50 % нимф приходится в среднем на 48 ± 1.2 день после начала лета (18 июля) (табл. 2). В пределах этой части ареала величина $T_{50(N1)}$ достигает наибольших значений в западном секторе (Латвия) и составляет 55 дней (25 июля) (рис. 1, нимфы). В восточном секторе (Кировская обл., Республика Удмуртия) она снижается на 7 дней и составляет 48 дней после начала календарного лета (28 июля).

В Западно-Сибирской части ареала средняя величина $T_{50(N2)}$ у нимф составляет 27 ± 2.0 дней (27 июня), что на 21 день раньше, чем в Восточно-Европейской части. Разница статистически достоверна при $p < 0.001$ (табл. 2). В этом состоит отличие от соответствующего соотношения величины T_{50} у личинок, у которых, как показано выше, подобная разница отсутствует.

В Среднесибирской части ареала сроки индукции диапаузы нимф, так же как и личинок, смещены на более раннее время по сравнению с другими частями (рис. 1, нимфы). $T_{50(N3)}$ составляет здесь всего 17 ± 1.0 дней (17 июня). По этому показателю данная часть ареала существенно отличается от всех других. Здесь индукция диапаузы наступает на 31 день раньше, чем в Восточно-Европейской и Хинганско-Приамурской частях, и на 10 и 42 дня раньше, чем в Западно-Сибирской и Притихоокеанской частях.

Хинганско-Приамурская часть ареала характеризуется поздней индукцией диапаузы. Величина $T_{50(N4)}$ достигает здесь 48 ± 3.7 дней (18 июля) и совпадает по абсолютной величине с Восточно-Европейской частью ареала. Следовательно, разности между сроками индукции диапаузы нимф, показанные для Восточно-Европейской части относятся в равной мере и к Хинганско-Приамурской части (табл. 2).

На юге Притихоокеанской части ареала наблюдаются самое позднее время индукции нимфальной диапаузы. $T_{50(N5)}$ составляет здесь 58 ± 2.1 дней (28 июля). Этот показатель достоверно отличается от такового во всех других частях ареала (табл. 2). На о. Хоккайдо нимфы, так же как и личинки, испытывают склонность к бездиапаузному развитию (Fujisaki et al., 1973; Fujimoto, 1993; Konnai et al., 2008). Компиляция лабораторных данных цитируемых авторов позволяет предположить, что для нимф, впадающих в диапаузу, величина T_{50} может превышать 115 дней, т. е. индукция диапаузы, если она и возникает, приходится на середину сентября.

Исследование меридиональной изменчивости диапаузы позволяет отметить, что эта изменчивость достаточно тесно связана с распределением баланса тепла и влаги или в наиболее общем виде с изменением континентальности климата в пределах ареала таежного клеща. Так, бóльшая часть Восточно-Европейского ареала располагается в умеренно континентальном климате. По мере продвижения вглубь Евразийского континента континентальность климата нарастает. Так, климат Западно-Сибирской, Среднесибирской и Восточносибирской частей ареала характеризуется соответственно как континентальный, резко континентальный и экстраконтинентальный (Пармузин, 1985). Но уже Хинганско-Приамурская и Притихоокеанская части ареала находятся в зоне влияния дальневосточного муссонного климата.

Широтная изменчивость критической даты

С повышением географической широты наблюдается снижение календарных сроков индукции диапаузы как у личинок, так и у нимф. У нимф эта закономерность выражена более отчетливо (рис. 2, *a*, *b*). Динамика наблюдаемых процессов в каждой географической провинции имеет свои особенности.

Личинки. На Восточно-Европейской части ареала снижение величины $T_{50(L1)}$ у личинок по мере увеличения географической широты в пределах 56—62° N статистически не подтверждается (рис. 2, *a*). Регрессионный анализ показал следующее.

$$T_{50\,(L1)} = 63.4 - 0.15*x \ (n = 15,\ r = 0.06,\ R = 0.003,$$
$$F = 0.04,\ p = 0.84), \qquad (1)$$

где x — географическая широта, n — суммарное количество точек с учетом количества лет наблюдений, предельных и средних значений в пробит-регрессии, r — коэффициент корреляции, R — коэффициент детерминации, F — критерий Фишера, p — критерий достоверности.

В Западно-Сибирской части ареала снижение величины $T_{50(L2)}$ по мере увеличения географической широты выражено вполне отчетливо и статистически достоверно (уравнение 2).

$$T_{50\,(L2)} = 139.0 - 1.16*x \ (п = 52,\ r = 0.60,\ R = 0.36,$$
$$F = 11.12,\ p = 0.003). \qquad (2)$$

Из уравнения 2 следует, что увеличение географической широты на 1° сопровождается здесь сокращением сроков индукции диапаузы у личинок примерно на 1 день.

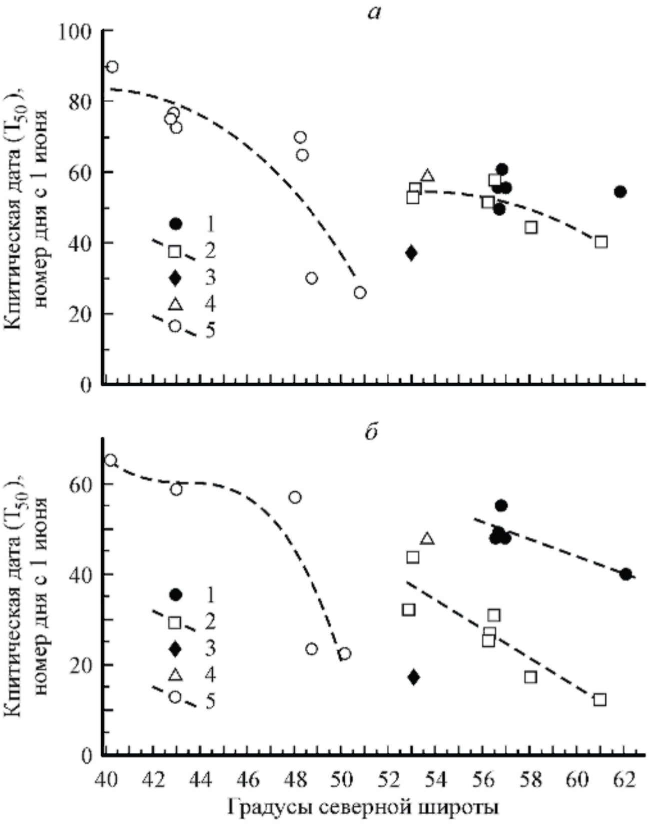

Рис. 2. Широтная изменчивость критической даты индукции морфогенетической диапаузы (T_{50}) напитавшихся личинок (*a*) и нимф (*b*) (число дней с начала лета).

1—*5* — части ареала: *1* — Восточно-Европейская, *2* — Западно-Сибирская, *3* — Среднесибирская, *4* — Хинганско-Приамурская, *5* — Притихоокеанская.

Fig. 2. Latitudinal variability of critical date of morphogenetic diapause induction (T_{50}) in engorged larvae (*a*) and nymphs (*b*) (the number of days from the beginning of summer).

Среднесибирская часть ареала менее других исследована на предмет широтной изменчивости диапаузы. Обращает внимание факт чрезвычайно ранней индукции диапаузы личинок даже в центральном секторе этой части ареала, на широте 52°10′ N (Иркутская обл., Черемховский р-н). Величина $T_{50(L3)}$ составляет здесь 37 дней (7 июля), что на 14 дней раньше, чем в Западно-Сибирской части ареала. Точка, указывающая на сроки индукции личинок в этой части ареала, лежит значительно ниже линии регрессии, характеризующей изменение величины $T_{50(L2)}$ в Западно-Сибирской части (рис. 2, *а*).

Хинганско-Приамурская часть ареала также обследована только в одной точке (окрестности Зейской ГЭС). Индукция диапаузы начинается здесь почти на месяц позже, чем в Среднесибирской части ареала (60 и 37-й день). Соответствующая величина $T_{50(L4)}$ расположена вблизи линий регрессии, описывающих динамику изменения данной величины в Восточно-Европейской и Западно-Сибирской частях ареала (рис. 2, *а*).

Совершенно обособленно выглядит линия регрессии величины $T_{50(L5)}$ в Притихоокеанской части ареала. Она короче, принимает форму параболы, что объективно отражает процесс ускорения наблюдаемого процесса по мере увеличения географической широты. Широтная изменчивость сроков индукции диапаузы здесь выражена более отчетливо, чем в других частях ареала. Коэффициент детерминации регрессионного уравнения достигает 0.75 (уравнение 3). Величина T_{50} сокращается здесь почти на 5 дней (4.73) при увеличении географической широты на 1°. В диапазоне изменения широты от 40 до 52° индукция смещается с 90 до 27 дней, т. е. более чем на 2 мес.

$$T_{50\ (L5)} = 83.12 + 0.033{*}x - 0.005{*}x^2\ (п = 18,\ r = 0.86,\ R = 0.75,\ F = 7.3,\ p < 0.05). \quad (3)$$

В итоге мы получаем цифровые ряды, характеризующие изменение критической даты для личинок в 5 меридиональных секторах ареала таежного клеща. В рассматриваемых секторах она изменяется в следующей последовательности: 25 июля, 21 июля, 7 июля, 30 июля и 10 августа (экстраполяция табл. 2). По мере нарастания континентальности климата от Восточно-Европейского до Среднесибирского сектора ряда наблюдается снижение критической даты на 18 дней. В более мягком климате Приамурья и юга Дальнего Востока критическая дата резко смещается на более поздний срок. Индукция наступает здесь соответственно на 23 и 34 дня позже, чем в экстраконтинентальной части ареала (Средняя Сибирь).

Нимфы. Сроки индукции диапаузы у нимф стратифицированы по отдельным частям ареала более четко, чем у личинок (рис. 2, *b*). Даже в Восточно-Европейской части ареала наблюдается достоверное сокращение критической даты по мере увеличения географической широты.

$$T_{50(N1)} = 154.1 - 1.85{*}x\ (n = 15,\ r = 0.75,\ R = 0.56,\ F = 16.8,\ p = 0.001). \quad (4)$$

В Западно-Сибирской части ареала вариация величины $T_{50(N2)}$ происходит в более узком диапазоне географической широты, чем в Восточно-Европейской части. Это обусловлено тем, что первая смещена относительно второй на 3—4 ° к югу, достигая верховий Енисея на широте 53° N. Соответствующая линия регрессии (T_{50N2}) проходит ниже таковой для Восточно-Европейской части ареала (T_{50N1}), а коэффициент детерминации достигает 0.70 (рис. 2, *b*).

$$T_{50\ (N2)} = 61.5 - 0.21{*}x\ (п = 52,\ r = 0.83,\ R = 0.70,\ F = 47.9,\ p < 0.001). \quad (5)$$

Интенсивность изменения величины T_{50} у нимф в двух сравниваемых частях ареала существенно отличается от таковой у личинок. Если у нимф наблюдается достоверное снижение критической даты как в Западно-Сибирской, так и в Восточно-Европейской частях, то у личинок только в Западно-Сибирской части.

По Среднесибирской части ареала нет данных, позволяющих судить о широтной изменчивости критической даты индукции диапаузы у нимф.

Вместе с тем весьма показательно, что представленная точка лежит ниже всех значений, установленных в других частях ареала на той же самой широте (рис. 2, *b*). Нет соответствующих данных и по Хинганско-Приамурской части ареала. Единственная обследованная точка находится между двумя линиями регрессии, которые отражают динамику индукции диапаузы в Восточно-Европейской и Западно-Сибирской частях ареала (рис. 2, *b*).

В реликтовых хвойно-широколиственных лесах юга Дальнего Востока сроки индукции диапаузы нимф практически не меняются в диапазоне повышения географической широты от 40 до 48° N. Резкое снижение критической даты наблюдается только в узком диапазоне изменения широты от 48 до 50.5° N, т. е. при переходе в зону светлохвойных и заболоченных смешанных лесов низовий Амура. Это обстоятельство подчеркивается параболической формой регрессии (рис. 2, *b*). Коэффициент детерминации уравнения, описывающего этот процесс, достигает 0.76 (уравнение 6).

$$T_{50\ (N5)} = 61.63 + 0.315{*}x - 0.007x^2\ (n = 18,\ r = 0.87,\ r = 0.76,\ F = 3.3,\ p < 0.01). \qquad (6)$$

Увеличение географической широты по всему диапазону Притихоокеанской части ареала с 40 до 50.5° N сопровождается снижением величины $T_{50(N5)}$. Если на юге она достигает 65 дней (4 августа), то в окрестностях Советской Гавани и Комсомольска-на-Амуре снижается до 22—23 дней (22—23 июня), где индукция диапаузы начинается на 42—43 дня раньше. Смещение широты на 1° ведет к изменению критической даты более чем на четверо суток. Начальные точки на линиях регрессии, характеризующих ход изменения величины T_{50N}, отражают известный факт диагонально-меридионального смещения ареала таежного клеща к юго-востоку. Линии регрессии в исследованных секторах Восточно-Европейской, Западно-Сибирской и Притихоокеанской частей ареала начинаются соответственно на широте 55, 53 и 40° N (рис. 2, *b*).

Широтная изменчивость критической длины дня

Представленные выше данные позволяют проследить изменчивость нормы фотопериодической реакции (ФПР) у напитавшихся личинок и нимф таежного клеща по всему исследованному ареалу. Критическая длина дня, вызывающая наступление диапаузы у 50 % напитавшихся особей (КДД$_{50}$) закономерно изменяется в географическом аспекте, образуя последовательный ряд (рис. 3). В южной части ареала диапауза индуцируется при коротком световом дне, продолжительность которого приближается к продолжительности дня в период осеннего равноденствия. КДД$_{50}$ личинок и нимф по всему диапазону изменения географической широты увеличивается на 5—6 ч, или примерно на 13—16 мин на каждый градус широты.

Наиболее низкое значение критической длины дня — 13 ч — наблюдается на о-ве Хоккайдо (40° N) и на юге Приморского края (43° N). Максимальных значений КДД$_{50}$ достигает в северных популяциях, расположен-

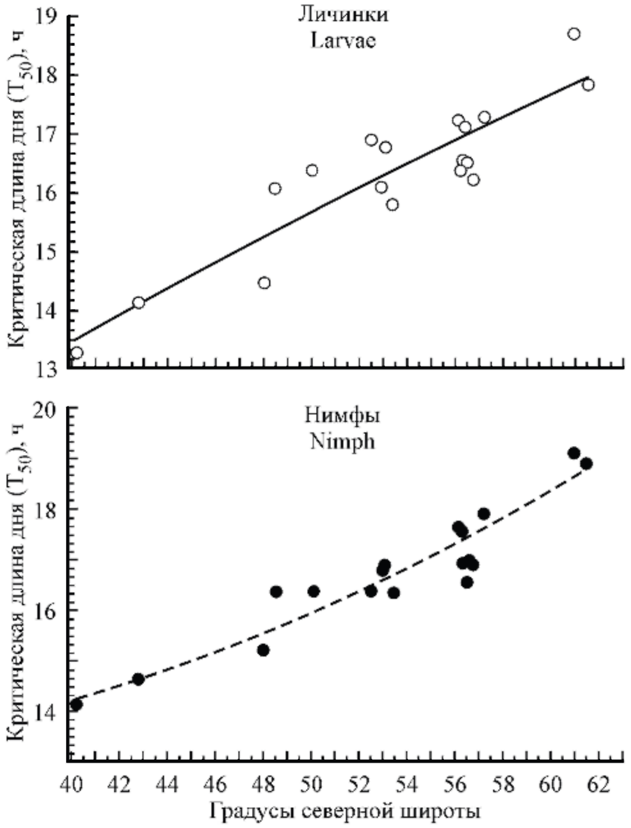

Рис. 3. Зависимость критической длины дня (КДД$_{50}$), при которой возникает индукция диапаузы у 50 % личинок и нимф, от географической широты.

Fig. 3. Dependence of the critical day length causing induction of diapause in 50 % of engorged larvae and nymphs upon latitude.

ных на широте 61—62° N. Критическая длина дня здесь лежит в пределах 18 ч 30 мин—19 ч, а с учетом гражданских сумерек она превышает 20 ч. Регрессионный анализ статистически подтверждает достоверную зависимость КДД$_{50}$ от географической широты. Коэффициент детерминации достигает у личинок и нимф соответственно 0.67 и 0.85 (уравнение 7 и 8).

$$\text{КДД}_{(50L)} = 6.11 + 1.18{*}x\ (\text{п} = 94,\ r = 0.82,\ R = 0.67,\ F = 53,\ p < 0.001), \tag{7}$$

$$\text{КДД}_{(50N)} = 5.85 + 0.205{*}x\ (\text{п} = 94,\ r = 0.92,\ R = 0.85,\ F = 106,\ p < 0.001). \tag{8}$$

Сравнение критической даты (T_{50}) с критической длиной дня (КДД$_{50}$) показывает, что более высокий световой порог ФПР обеспечивает и более ранние календарные сроки наступления диапаузы в северных популяциях, несмотря на большую здесь продолжительность дня. В целом мы можем констатировать четко выраженную широтную изменчивость критической длины дня. Эта закономерность в большей степени проявляется у нимф, чем у личинок. Наличие регрессии КДД$_{50}$ по широте как у личинок, так и у нимф указывает на то, что регуляция ФПР у таежного клеща осуществляется эндогенными механизмами, выработанными в ходе эволюции к определенным географическим условиям. Дисперсия КДД$_{50}$ вокруг расчетных линий регрессии обусловлена изменчивостью внешних условий в пределах распространения той или иной популяции. На примере исследования индукции диапаузы в Восточно-Саянской популяции таежного клеща (56° N, 91° 30′ E) нами показаны значительные колебания по годам как критической даты, так и критической длины дня в зависимости от погодных условий года (Коротков, 2014). Так, критическая дата у личинок менялась по годам в пределах 7 дней (11—28 июля), а у нимф в пределах 17 дней (19 июня — 6 июля). Разница между минимальными и максимальными значениями КДД$_{50}$ достигала 53 мин. Индукция личиночной и нимфальной диапаузы начинается раньше, если начало лета бывает прохладным и сопровождается выпадением большого количества осадков.

Индукция диапаузы у личинок наступает во всех частях ареала таежного клеща после наступления астрономического лета, т. е. после 22 июня. Наиболее ранняя индукция отмечается на Севере Дальнего Востока (27 июня) и в Восточной Сибири (7 июля). В других частях ареала, включая и северные районы Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнины, индукция диапаузы личинок возникает в период между 11 июля и 12 августа, т. е. уже через 19—51 день после летнего солнцестояния.

Сроки индукции диапаузы у нимф и личинок качественно различаются. Во-первых, у нимф они наступают на 7—25 дней раньше, а во-вторых — они приходятся как на период сокращения длины дня (это на большей части ареала), так и на период нарастания длины дня или на период максимального солнцестояния. Последняя особенность отмечается в экстраконтинентальных условиях Восточной Сибири, на севере Западной Сибири и Приморья, где критическая длина дня наступает соответственно 17, 12 и 23 июня.

Выше было показано, что регрессия критической даты (T_{50}) по географической широте имеет специфические черты, позволяющие различить отдельные меридиональные части ареала. Вместе с тем в регрессии критической длины дня (КДД$_{50}$) эти черты сглажены. Точки, характеризующие исследуемый показатель по всему диапазону изменения географической широты, группируются вокруг единой для всех частей ареала линии регрессии (рис. 3). Такое распределение КДД$_{50}$ обусловлено тем, что его широтная изменчивость проявляется в пределах ареала, смещенного по диагонали к югу в его восточных секторах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфогенетической диапаузе напитавшихся личинок и нимф принадлежит важнейшая роль в регуляции жизненного цикла таежного клеща (Белозеров, 1995). Задержка линьки предотвращает развитие напитавшихся особей в предзимний период. Ранее было показано, что в различных частях ареала диапауза возникает при питании личинок и нимф во второй половине лета, т. е. в период сокращения светового дня (Хейсин, 1955; Бабенко, Рубина, 1958; Наумов, 1975; Качанко, 1978; Коротков, 1985, 2014, и др.). Наш анализ изменчивости ФПР таежного клеща по всему ареалу показывает, что сокращение дня само по себе не является фактором, регулирующим наступление диапаузы. Так, на северной периферии сибирской части ареала диапауза возникает в период летнего солнцестояния при максимальной длине дня. Анализ широтной изменчивости КДД$_{50}$ (рис. 3; уравнение 7—8) показывает, что эта изменчивость достаточно строго привязана к географической широте. КДД$_{50}$, несмотря на выраженные различия между отдельными географическими популяциями, образует непрерывный ряд, в котором крайние индивидуальные отклонения в соседних широтах смыкаются. В южных популяциях критическая длина дня наименьшая и составляет у личинок примерно 13 ч 30 мин, а у нимф 14 ч. В северных она достигает соответственно 18 ч 30 мин и 19 ч 30 мин. В пределах изменения широты на 22° (40—62°) КДД$_{50}$ у личинок и нимф увеличивается соответственно на 4 ч и 5 ч 30 мин или на 11 и 15 мин на каждый градус широты.

Фотопериодический порог напитавшихся личинок и нимф в пределах ареала варьирует в соответствии с законом клинальной изменчивости. Направление меридиональной изменчивости коррелирует с распространением влияния Атлантического и Тихоокеанского циклонов, определяющих степень континентальности и суровости климата в пределах Евразийского континента. Широтная изменчивость обусловлена понижением температуры и сокращением продолжительности теплого времени года в высоких широтах.

Ареал таежного клеща охватывает несколько широтно-географических зон, различающихся по температурным и световым условиям (Балашов, 1997). Как известно (Данилевский, 1961), световой и температурный режимы в сезонном и широтно-географическом аспектах изменяются в противоположных направлениях. В сезонном ходе сокращение дня сопровождается понижением температуры. Напротив, с повышением географической широты температура летнего сезона и его продолжительность убывают, а продолжительность летнего дня, наоборот, растет. Без специальных адаптаций такое противоречие неизбежно приводило бы к несоответствию жизненного цикла таежного клеща с годовым ходом температуры. Важнейшей адаптацией мы считаем не только способность напитавшихся личинок и нимф индуцировать диапаузу в период сокращения длины дня, что, безусловно, наблюдается в предосенний период по всему ареалу, но и их способность к индукции в период максимальной продолжительности дня в экстремальных условиях короткого летнего сезона. Таким образом, личинки и нимфы способны достаточно точно определять продолжительность дня и реагировать на ее изменение без относительно того, идет ли в это время увеличение или сокращение продолжительности дня. Это дает основание предполагать, что эндогенный механизм регуляции диапаузы, основанный на считывании числа фотопериодических импульсов, настроен прежде всего на определение числа остающихся дней до начала осеннего похолодания. Это дает очевидное экологическое преимущество по сравнению с тем, если бы такой механизм ориентировался только на сокращение длины дня. За счет такой регуляции достигается своевременность наступления диапаузы и хронологическое соответствие активных и покоящихся стадий жизненного цикла с сезонным ритмом климата в условиях короткого лета.

Сроки индукции и ухода членистоногих в диапаузу служат в энтомологии одним из признаков их расовой принадлежности (Данилевский, 1961; Коротков, 2005; Саулич, Мусолин, 2007, и др.). Приспособление к зонально-географическим изменениям климата у таежного клеща также выражается в образовании локальных рас с дифференцированной фотопериодической реакцией. По мере движения к северу наблюдается закономерное повышение пороговой длины дня. Высокий световой порог ФПР клещей в высоких широтах обеспечивает раннюю индукцию диапаузы, несмотря на большую здесь продолжительность светлой части суток. Но даже в популяциях, находящихся на одной широте, наблюдается существенное расхождение в календарных сроках развития таежного клеща, что обусловлено изменением суровости климата в меридиональном направлении.

Опыты по переносу напитавшихся личинок и нимф из южных частей ареала в северные или, наоборот, показывают, что эти клещи в любом случае попадают в условия, неблагоприятные для завершения их развития (Бабенко, 1956, 1985; Белозеров, 1965). Они либо при переносе с юга на север не могут перелинять до наступления холодов, либо при переносе с севера на юг им приходится длительное время находиться в состоянии диапаузы в неблагоприятных условиях среды (избыток тепла и недостаток влаги). Такой перенос неизбежно приводит к высокой смертности напитавшихся особей. Вполне очевидно, что территориальная зональность фотопериодической реакции личинок и нимф таежного клеща закреплена наследственно. Данный признак не наследуется в случае высотной зональности (Наумов, 1975; Коротков, 2005). В горных странах процесс экологической дифференциации членистоногих по срокам индукции диапаузы выражены слабо, и адаптация к локальным условиям обитания идет не за счет наследственно закрепленной нормы ФПР, а за счет температурных коррекций (Данилевский, 1972; Волкович, 1987).

Географические популяции таежного клеща различаются между собой по интенсивности и прочности диапаузы. Особое положение по этим признакам занимают популяции, находящиеся на юге Притихоокеанской части ареала. Если на большей части ареала отродившиеся в текущем сезоне нимфы и имаго не активны и зимуют в голодном состоянии, то на юге Приморья и на севере Японии (вероятно, в Корее и на севере Китая) они активно нападают на прокормителей (Моисеенко, 1957; Вавилова и др., 1965; Беляева, Рябова, 1971; Fujisaki et al., 1973; Fujimoto, 1993). Зимующий запас клещей здесь создается из напитавшихся личинок и нимф второй летней когорты. В других частях ареала такой запас состоит преимущественно из клещей первой когорты. Этот факт часто не учитывается при анализе демографической структуры популяций таежного клеща и расчете абсолютного возраста половозрелых клещей. Принято было считать, что на юге Дальнего Востока такие клещи представлены особями, не проходившими морфогенетической диапаузы (Моисеенко, 1957; Маслов, Моисеенко, 1959; Беляева, 1966). Такое представление сложилось из-за тенденции к бездиапаузному развитию здесь личинок и нимф первой когорты. Однако следует учитывать, что на Дальнем Востоке число диапаузирующих клещей с учетом особей из второй когорты превосходит число таких клещей в других частях ареала. Это обусловлено тем, что массовая активность клещей из второй когорты протекает во второй половине лета в период максимального обилия прокормителей (Слонов, 1962, 1963). В прикладном аспекте это бывает важно учитывать при обсуждении таких вопросов, как изменчивость и распределение геновариантов возбудителей трансмиссивных инфекций, влияние диапаузы на интенсивность циркуляции возбудителей этих инфекций и их патогенные свойства (Катин, Пустовалов, 1983; Катин, Якина, 1989; Коротков и др., 2006).

Представленные нами формы внутривидового разнообразия ФПР и жизненного цикла таежного клеща могут служить иллюстрацией отдельных этапов микроэволюции и адаптации популяций к различным ландшафтно-климатическим и световым условиям, приводящим к образованию локальных рас. Показана наибольшая степень физиологической обособленности южноприморской расы таежного клеща, отличающейся от рас, распространенных в других частях ареала, прежде всего по ярко выраженной тенденции к бездиапаузному развитию личинок и нимф первой когорты, напитавшихся в течение всего теплого периода года. Наряду с этим особый статус приморской расы клещей, как отмечалось ранее (Филиппова, 1985; Окулова, 1986), подчеркивается ее морфометрическими, экологическими и этологическими особенностями.

Список литературы

Балашов Ю. С. 1997. Ландшафтная приуроченность в распределении иксодовых клещей (Acarina, Ixodidae) на территории России. Энтомол. обозр., 76 (3): 921—937.

Бабенко Л. В. 1956. К вопросу о сезонных явлениях в жизни клещей *Ixodes ricinus* L. и *I. persulcatus* P. Sch. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 4: 346—352.

Бабенко Л. В. 1985. Продолжительность развития сытых личинок и нимф. В кн.: Филиппова Н. А. (ред.). Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze. Л.: Наука. 265—273.

Бабенко Л. В., Рубина М. А. 1961. О сроках развития *Ixodes persulcatus* P.Sch. в Красноярском крае и прогнозах его обилия. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 4: 409—416.

Бабенко Л. В., Рубина М. А. 1968. Закономерности развития таежного клеща в районе Кемчугского стационара. В кн.: Поспелова-Штром М. В. (ред.). Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в природном очаге. М.: Медицина. 138—168.

Бабенко Л. В., Кисленко Г. С., Скадиньш Е. А., Клявиньш Я. Р. 1976. *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae) в восточной части Латвии. В кн.: Актуальные вопросы экологии вирусов. Минск. 128—133.

Белозеров В. Н. 1965. Диапауза у иксодовых клещей. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского 1963—1964 гг. Л. 12—33.

Белозеров В. Н. 1981. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция. Паразитол. сб. Л. 30: 22—46.

Белозеров В. Н. 1995. Фотопериодическая регуляция развития диапаузы нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Паразитология. 29 (2): 101—104.

Беляева Н. С. 1966. О прогнозировании численности иксодовых клещей в очаге клещевого энцефалита. В кн.: Ученые записки Хабаровского НИИ эпидемиологии и микробиологии. Хабаровск. 8: 46—50.

Беляева И. С., Рябова И. С. 1971. Жизненные циклы иксодовых клещей на юге Хабаровского края. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск. 9: 302—326.

Боровиков В. П. STATISTICA. 2003. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. СПб. 688 с.

Вавилова В. Е., Дорохова В. С., Кириллова М. С. 1965. Некоторые данные о продолжительности развития и сроках линьки клеща *Ixodes persulcatus* в Приморском крае. В кн.: Вопросы краевой инфекционной патологии. Владивосток. 3: 73—78.

Волкович Т. А. 1997. Влияние постоянных и переменных температур на индукцию диапаузы у златоглазки *Chrysopa phyllochroma* Wesm. (Neuroptera, Chrysopidae). Энтомол. обозр. 76 (2): 241—250.

Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л. 243 с.

Данилевский А. С. 1972. Система экологических адаптаций насекомых к сезонности климата. В кн.: Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ. 15—25.

Жмаева З. М. 1969. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южно-таежных лесах. В кн.: Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилежащих областях. Ижевск. 118—141.

Катин А. А., Пустовалов И. Н. 1983. Характер взаимосвязей между клещевыми и вирусными популяциями в очагах клещевого энцефалита в связи с вопросами их прогнозирования. В кн.: Природноочаговые инфекции в районах народнохозяйственного освоения Сибири и Дальнего Востока. Омск. 41—47.

Катин А. А., Якина Н. Х., Гурбо Г. Д., Пустовалов И. Н. 1985. Некоторые особенности метаморфоза клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. близ южных и северных границ их ареала в Западной Сибири. В кн.: V акарологическое совещание. Фрунзе. 145—146.

Катин А. А., Якина Н. Х. 1989. Характеристика взаимосвязи между абсолютным возрастным составом популяций таежного клеща и степенью их вирусофорности в природных очагах. В кн.: Природноочаговые болезни человека. Омск. 84—89.

Качанко Н. И. 1978. Развитие иксодовых клещей у северных границ ареалов в Амурской области. Паразитология. 12 (3): 218—225.

Колмакова А. Г. 1965. Материалы к прогнозированию численности переносчика клещевого энцефалита в Томском природном очаге. В кн.: Вопросы эпидемиологии, микробиологии и иммунологии. Томск. 16: 12—18.

Коренберг Э. И. 1979. Биохорологическая структура вида (на примере таежного клеща). М.: Наука. 171 с.

Коротков Ю. С. 1985. Регуляция скорости размножения и выживания таежного клеща в обработанных акарицидами очагах клещевого энцефалита. Антропогенное воздействие на условия существования природных очагов болезней человека. М.: Наука. 130—139.

Коротков Ю. С. 2004. Методы оценки демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) по результатам стандартных паразитологических наблюдений. Паразитология. 38 (6): 492—502.

Коротков Ю. С. 2005. Постепенная изменчивость паразитарной системы клещевого энцефалита. Вопросы вирусологии. 50 (3): 52—56.

Коротков Ю. С. 2008. Изменчивость продолжительности цикла развития таежного клеща в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии. Паразитология. 42 (4): 264—270.

Коротков Ю. С. 2014. Жизненный цикл таежного клеща *Ixodes persulcatus* в темнохвойных лесах низкогорий Восточно-Саянского хребта. Паразитология. 48 (1): 20—36.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 1991. Морфогенетическая диапауза таежного клеща и методы ее количественной оценки в условиях полевого эксперимента. Паразитология. 25 (6): 494—503.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 1995. Соотношение светового и гигротермического факторов в детерминации морфогенетической диапаузы личинок и нимф таежного клеща на северо-западных отрогах Восточного Саяна. Паразитология. 29 (3): 145—153.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 2001. Демографическая структура популяции таежного клеща (Ixodidae) в долинных темнохвойных лесах Кемчугского нагорья по состоянию на 1986—1991 гг. Паразитология. 35 (4): 265—274.

Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 2002. Причины колебаний демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) в темнохвойно-лиственных лесах Кемчугского нагорья. Паразитология. 36 (5): 345—355.

Коротков Ю. С., Буренкова Л. А., Пиванова Г. П. 2006. Вирус клещевого энцефалита как амплификатор метаморфоза нимф клеща *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) в длиннодневных фотопериодических условиях. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 4: 52—55.

Маслов А. П., Моисеенко Н. М. 1959. Некоторые итоги акарологических исследований на Дальнем Востоке. В кн.: Сборник научных работ Хабаровского НИИ эпидемиологии и микробиологии. Хабаровск. 5: 73—87.

Мишин А. В. 1956. Сроки развития клеща *I. persulcatus* P. Sch. в условиях Удмуртской АССР. В кн.: Сборник авторефератов и тезисов научных работ Ижевского медицинского института. Ижевск. 13—14.

Моисеенко Н. М. 1957. О жизненном цикле клеща *Ixodes persulcatus* в разных частях ареала. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск. 3: 157—162.

Наумов Р. Л. 1975. Распределение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы его определяющие. Сообщение 3. Развитие личинок и нимф и состав клещей различных генераций в популяции имаго. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 1: 10—16.

Окулова Н. М. 1986. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука. 248 с.

Пармузин Ю. П. 1985. Тайга СССР. М.: Мысль. 303 с.

Рубина М. А., Наумов Р. Л. 1970. Распространение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы его определяющие. Сообщение 1. Распределение взрослых *Ixodes persulcatus*. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 3: 269—274.

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2007. Сезонное развитие водных и околоводных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). Изд-во СПбГУ. 204 с.

Слонов М. Н. 1962. Сезонный ход активности иксодовых клещей в биоценозах разных типов очагов клещевого энцефалита в Приморском крае. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 4: 398—407.

Слонов М. Н. 1963. Вертикальное (поярусное) распределение возрастных фаз некоторых видов иксодовых клещей в травяном покрове лесов Южного Приморья. Мед. паразитол. и паразитарные болезни. 5: 526—533.

Филиппова Н. А. 1985. Географическая изменчивость. В кн.: Филиппова Н. А. (ред.). Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze. Л.: Наука. 174—184.

Хейсин Е. М. 1955. Продолжительность развития личинок и нимф *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* в разные сезоны года (к вопросу о диапаузе). В кн.: Тр. Карело-Финского университета. Петрозаводск. 6: 28—44.

Хейсин Е. М., Павловская О., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. 1955. Продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* P. Sch. В природных условиях Карело-Финской ССР. В кн.: Тр. Карело-Финского университета. Петрозаводск. 6: 102—123.

Шашина Н. И. 1985. Общая продолжительность жизненного цикла. В кн.: Филиппова Н. А. (ред.). Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Л.: Наука. 275—277.

Шихарбеев Б. В. 1965. О сроках линьки личинок и нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. в очаге клещевого энцефалита на юго-западе Иркутской области. В кн.: Тр. Иркутского НИИ эпидемиологии и микробиологии. Иркутск. 8: 253—261.

Ягодинский В. Н., Александров Ю. В. 1963. О развитии иксодовых клещей в Северном Приамурье. В кн.: Клещевой энцефалит и вирусные геморрагические лихорадки. Омск. 245—246.

Fujimoto K. 1993. Effect of photoperiod on the attachment and development of immature Ixodes persulcatus Schulze (Acarina: Ixodidae). Japanese Journal Sanitary Zoology. 44 (3): 271—277.

Fujisaki K., Ritaoka Sh., Morii T. 1973. Effect of photoperiod on the ovipositonal patterns of *Haemophisalis longicornis* and *Ixodes persulcatus* (Ixodoidea: Ixodidae). National Institute of Animal Health Quarterly. 13 (1): 8—13.

Konnai S., Saito Y., Nishikado H., Yamada S., Imamura S., Mori A., Ito T., Onuma M., Ohashi K. 2008. Establishment of a laboratory colony of taiga tick *Ixodes persulcatus* for tick-borne pathogen transmission studies. Japanese Journal of Veterinary Research. 55 (2—3): 85—92.

GEOGRAPHIC VARIABILITY OF MORPHOGENETIC DIAPAUSE OF THE TAIGA TICK *IXODES PERSULCATUS* (ACARINA, IXODIDAE) LARVAE AND NYMPHS

Yu. S. Korotkov

Key words: *Ixodes persulcatus*, critical date, critical daylight length, morphogenetic diapause of larvae and nymphs.

SUMMARY

It has been demonstrated that the critical date and critical photoperiod induced by the morphogenetic diapause of engorged larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 showed both the latitude and longitude variability. Interspecies variation in ecological responses of larvae and nymphs to the day length were most pronounced in the latitudinal direction. Critical day length constituted 13.5—14.5 h in the southern part of *I. persulcatus* range (40—43° N) and up to 18—19 h in the northern part of the range (62° N). Longitudinal variation is closely linked to the climate, severity of which increases from West to East. For the first time it has been shown that mass induction of the diapause in nymphs may occur not only in the period of daylight length reduction, but also during the summer solstice, which occurs only in a sharply continental climate of Eastern Siberia. Adaptive advantages of such photoperiodic reaction for tick populations in short summer are discussed. The diapause in ticks occurs in response to environmental factors, such as changes in the photoperiod, and it is a major adaptation by which ticks synchronize their activity with biotic resources.